Zur Verbreitung der Sozialparasiten von *Leptothorax acervorum* (Fabr.) (Hym., Formicidae)

Von

ALFRED BUSCHINGER

Institut für angewandte Zoologie der Universität Bonn

Die weitverbreitete Schmalbrustameise *Leptothorax (Mychothorax) acervorum,* die in Eurasien von Meeresniveau bis in über 3000 m Höhe vorkommt und meist lichte Waldbiotope besiedelt, dient einer Reihe von Sozialparasiten als Wirtsart. Während einer davon, *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl. 1848), seit 125 Jahren bekannt und mittlerweile vielerorts nachgewiesen ist, sind drei weitere Arten, *Doronomyrmex pacis* Kutter (1945), *Leptothorax goesswaldi* Kutter (1967) und *Leptothorax kutteri* Buschinger (1965), erst vor wenigen Jahren beschrieben worden. Ihre Verbreitung ist noch ungenügend bekannt, so daß neuere Funde Erwähnung verdienen.

Charakteristik der behandelten Sozialparasiten

Harpagoxenus sublaevis gehört unter den Sozialparasiten zur Gruppe der Sklavenhalter oder Duloten. Seine Arbeiterinnen rauben aus benachbarten Wirtskolonien Puppen, die dann im Parasitennest schlüpfen und dort die Parasitenbrut versorgen, Nahrung beschaffen, das Futter verteilen und sonstige soziale Leistungen erbringen. Die Wirtsvölker überleben und ziehen aus den zurückgelassenen Larven weitere Puppen nach, so daß sie mehrfach geplündert werden können.

Unser *Harpagoxenus* ist die einzige unter den genannten vier Arten, die bei mehr als einer Wirtsart parasitiert: Neben dem Hauptwirt *L. acervorum* werden auch Kolonien der nahe verwandten *L. (M.) gredleri* und *L. (M.) muscorum* überfallen und der Arbeiterinnenpuppen beraubt (Buschinger 1968 a). Die letztgenannte Art dient darüber hinaus besonders oft der Koloniegründung von *Harpagoxenus sublaevis,* in deren Verlauf eine frisch begattete Jungkönigin des Parasiten ein Wirtsvolk überfällt, die Imagines tötet oder vertreibt und die Brut samt einigen Puppen übernimmt. Die Königinnen von *H. sublaevis* sind meist sogenannte ergatoide, also morphologisch der Arbeiterin gleichende, primär flügellose Weibchen.

Dementsprechend findet die Kopula am Boden in Nestnähe statt (Buschinger 1968 a, b), ein Ausbreitungsflug fehlt. Das lokal recht gehäufte Vorkommen dieses Duloten erklärt sich also teilweise schon aus diesem Umstand.

Nach unseren Beobachtungen (Buschinger 1971 a, b) kopulieren jedoch auch die sehr seltenen geflügelten Weibchen von *H. sublaevis* ebenso wie die stets voll geflügelten Königinnen von *Doronomyrmex pacis* und *Leptothorax kutteri* in Nestnähe. Hier kann sich allerdings ein Ausbreitungsflug anschließen.

Im Gegensatz zu *H. sublaevis*, dessen Kolonien jeweils eine Reihe (ca. 3—10) von Wirtsvölkern als „Puppenlieferanten" benötigen, parasitieren die übrigen drei Arten, *D. pacis*, *L. goesswaldi* und *L. kutteri*, jeweils nur in einem Wirtsvolk. Alle drei sind permanente Sozialparasiten ohne Arbeiterkaste. Ihre im Vergleich zu anderen, bekannten Sozialparasiten wie Anergates atratulus recht wenig spezialisierte Lebensweise gleicht weitgehend der eines normalen Wirtsweibchens, das nach der Begattung Aufnahme in einem Volk seiner Art findet. Auch morphologisch sind die drei genannten Arten wenig von der gemeinsamen und einzigen Wirtsart *L. acervorum* unterschieden. Die parasitierten Kolonien enthalten ein oder oft auch mehrere fertile Weibchen der Wirtsart sowie ein oder mehrere (bei *L. kutteri* gelegentlich 6—20) fertile Parasitenweibchen. So werden im Gegensatz zu den *H. sublaevis*-Kolonien, die nur je ein Weibchen der Parasitenart enthalten, in den von *D. pacis* und *L. kutteri* parasitierten Völkern neben den Geschlechtstieren des Parasiten Arbeiterinnen von *L. acervorum* und oft sogar Männchen und Weibchen dieser Art aufgezogen. Für *L. goesswaldi* sind diese Fakten noch nicht bekannt.

Zur Zeit der Geschlechtstieraufzucht im Juni/Juli ist festzustellen, daß manche Kolonien von *L. kutteri* nur Männchen der Parasitenart, andere beide Geschlechter produzieren. Dies dürfte eine Folge der unterschiedlichen Entwicklungsdauer der männlichen und weiblichen Larven sein. Nach Laborbefunden verpuppen sich männliche Larven nach einer Überwinterung, während weibliche zweimal überwintern müssen. In Kolonien, die erst seit einem Jahr von *L. kutteri* befallen sind, können somit nur Männchen des Parasiten aufwachsen. *H. sublaevis* hat Arbeiterinnen, die wie bei *L. acervorum* schon aus einmal überwinterten Larven entstehen, von *D. pacis* und *L. goesswaldi* ist der Fundbestand bisher zu gering, um gültige Aussagen über die Entwicklung der parasitierten Kolonien machen zu können.

Die taxonomische Stellung der vier Parasiten zueinander und zur Wirtsartengruppe ist nicht widerspruchsfrei. Generell stehen alle vier Parasiten aufgrund ihrer Fühlergliederzahl, der Flügeladerung, der Thoraxabmessungen und anderer Merkmale der selbständigen Untergattung *Mychothorax* näher als der Untergattung *Leptothorax* s.-str. Gemeinsam sind den vier Parasiten folgende Merkmale, die den Wirtsarten aus dem Subgenus *Mychothorax* fehlen: Ein ventraler Dornfortsatz am Postpetiolus (der auch bei verschiedenen Sozialparasiten aus anderen Genera vorkommt), eine stark vergrößerte Dufour'sche Drüse am Legeapparat der Weibchen (bei *L. goesswaldi* ist sie allerdings nur etwa halb so

groß wie bei *L. kutteri*, aber immer noch größer als bei *L. acervorum* — diese Drüse steht vermutlich im Dienste des Sexualverhaltens), grau pigmentierte Flügelscheiden bei der schlüpfreifen Geschlechtstierpuppe (dieses Merkmal tritt auch bei einer *L. acervorum*-Population in der Eifel auf), „Locksterzeln" der Weibchen und Kopula in Nestnähe am Boden (für *L. goesswaldi* noch nicht nachgewiesen).

Große Unterschiede zu den drei permanent parasitischen Formen weist *H. sublaevis* in seiner Lebensweise als Dulot und, dadurch geprägt, in seiner Morphologie auf: Die Mandibeln der Weibchen und Arbeiterinnen sind ungezähnte, scharfrandige Scheren, die nur noch dem Abtrennen der Extremitäten beim Kampf gegen die Wirtsarten dienen. Die Antennen können in rinnenartigen Vertiefungen seitlich am übergroßen, muskelerfüllten Kopf geborgen werden. Zwischen *D. pacis*, *L. kutteri* und *L. goesswaldi* sind die morphologischen Unterschiede deutlich, aber nicht funktionsgeprägt. Die äußerst nahe Verwandtschaft innerhalb dieser Artengruppe konnte kürzlich durch die erfolgreiche Kreuzung von *D. pacis* ♂ mit *L. kutteri* ♀ demonstriert werden. Die aus dieser Kreuzung erhaltenen Weibchen waren typische Intermediäre beider Stammarten, die also sicher fälschlicherweise in verschiedenen Genera stehen. Auf die nomenklatorischen Konsequenzen soll hier nicht eingegangen werden.

Die Verbreitung der vier sozialparasitischen Arten

H. sublaevis ist an sehr vielen Orten gefunden worden. Tab. 1 (aus Buschinger 1966) wurde um einige neuere Nachweise ergänzt. Besonders interessant ist, daß Vollweibchen bisher nur an wenigen, in der Tabelle mit *) gekennzeichneten Fundorten auftraten. Ihr Vorkommen wird nach unseren

Tabelle 1: Nachweise von *Harpagoxenus sublaevis*. (Aus: Buschinger 1966, ergänzt um die seither bekanntgewordenen Fundorte)

Adlerz 1896	Schweden
Alpatov 1924	Moskau (Swiatojesee)
Bernard 1950	Pyrenäen, 1500—2100 m
	Franz. Zentralmassiv, 1100 m
	Franz. Alpen (Dept. Drôme)
Bernard 1957	Alpen: Engadin
Bondroit 1918	Franz. Jura
Buschinger 1966	Süddeutschland: Umgebung Nürnberg*), Steigerwald, Oberpfalz
	Alpen: Steiermark (Wörschachmoos)
	Pyrenäen: Col de Soulor
Buschinger unpubl.	Bayer. Wald (1969)
	Alpen: Südtirol (1970, 1971) (Toblach, Rautal, Schluderbach/Rienztal, Pragser Wildsee, bei Innichen)
Buschinger 1971 c	Alpen: Wallis (Val d'Anniviers)
Emmelius 1919	Alpen: Engadin

Gößwald 1951	Elbsandsteingebirge
Gößwald (mdl.)	Alpen: Wendelstein (1949), Steiermark (1963) (Sölktal)
Jacobson 1939	Ostbaltikum
Kutter (briefl.)	Alpen: Schweizer Nationalpark (Ofenpaß)
Leininger 1951	Schwarzwald (Wildseemoor)
	Alpen: Tauern (am Pressen)
Meinert 1891	Dänemark
Menozzi 1924	Apennin
Novotny 1931	Oberschlesien
Nylander 1848	Finnland
Ruzky 1905	Rußland
Samšinák 1956	Elbsandsteingebirge
Skwarra 1927	Ostpreußen
Szabó 1925	Ungarn
Viehmeyer 1921	Böhmerwald, Erzgebirge, Riesengebirge, bei Dresden, Brambach/Sachsen*)
Winter (mdl.)	Alpen: Salzburg (Tennengebirge)*)
Wolf 1915	Alpen: Kärnten

*) Populationen, in denen geflügelte Weibchen vorkommen.

Laborversuchen offenbar nicht rein modifikatorisch bedingt; die Potenz zur Vollweibchenbildung muß genetisch in der Population verankert sein. Doch auch in den gekennzeichneten Populationen sind diese Vollweibchen extrem selten, sie können allenfalls aus 5—6 % der Völker im Nürnberger Reichswald aufgezogen werden. Ein Vollweibchen als Königin fand Verf. unter rund 170 Kolonien aus der Umgebung von Nürnberg erst einmal! Der nordamerikanische *H. americanus* hat dagegen Vollweibchen als normale Königinnenform, von *H. canadensis* sind bisher nur ergatoide Weibchen beschrieben worden.

D. pacis, von Kutter 1945 nach einem einzigen Weibchen aus dem Binntal (Wallis) beschrieben, wurde seither mehrfach wiedergefunden. Die Vorkommen im Schweizer Wallis, dem Schweizer Nationalpark und den Dolomiten sind aus der Karte (Abb. 1) zu entnehmen. Neu ist der Nachweis aus Schluderbach/Rienztal (Dolomiten), wo im September 1970 zwei Kolonien und im Mai 1971 drei Kolonien mit jeweils einer *Doronomyrmex*-Königin gefunden wurden. Im Schweizer Wallis wurden die bisher bekannten Vorkommen (Binntal, Saas Fee, Val d'Anniviers — vgl. Buschinger 1971 c) durch weitere Funde am Eingang des Nufenenpasses sowie bei Bellwald ergänzt. Lokal erreicht *D. pacis* beträchtliche Populationsdichten, was vermutlich wie bei *H. sublaevis* auf die Begattung in Nestnähe und darauffolgend nur kurze Ausbreitungsflüge zurückzuführen ist. In Tab. 2 sind die bisherigen Funde zusammengestellt.

L. goesswaldi Kutter (1967) ist wie *D. pacis* erstmalig aus dem Schweizer Wallis beschrieben. Bisher waren nur die 8 ♀ und 4 ♂ bekannt, die der Originalbeschreibung zugrundeliegen. Die Beschreibung des als Typus ausge-

Tabelle 2: Nachweise von *Doronomyrmex pacis.*

Buschinger 1971 c	Wallis: Saas Fee, Zermatt, Val d'Anniviers, Binntal
Buschinger unpubl.	Wallis: Nufenenpaß, Bellwald
	Dolomiten: Schluderbach/Rienztal
Kutter 1945	Wallis: Binntal
Kutter 1950	Wallis: Saas Fee
Kutter 1969	Schweizer Nationalpark: Ofenpaß, Alp Schera, Val Cluoza
Praetorius (mdl. 1966)	Wallis: Zermatt

wählten Männchens stimmt jedoch nicht mit den nun aufgefundenen, eindeutig zu *L. goesswaldi* gehörigen Männchen überein. Insbesondere haben die Männchen nicht, wie in der Beschreibung angegeben, 11gliedrige, sondern wie alle *Mychothorax*-Männchen zwölfgliedrige Antennen. Auch der von Kutter angeführte apicale Stachel an der Mandibel fehlt. Laut briefl. Mitt. Kutters dürfte es sich bei dem von ihm beschriebenen Männchen um eine Mißbildung handeln.

Am locus typicus bei Saas Fee wurde *L. goesswaldi* nicht wiedergefunden. Im Juli 1970 konnten jedoch bei Bellwald im Oberwallis zwei große Kolonien in Geschlechtstieraufzucht gesammelt werden. Biologische Beobachtungen waren nur in begrenztem Maße möglich, da die Tiere nicht im Freiland angesprochen werden konnten, sondern erst als Alkoholmaterial determiniert wurden. Die Kolonien waren auch nicht komplett eingesammelt worden. Sie enthielten je ein fertiles *L. goesswaldi*-Weibchen, 66 bzw. 30 *goesswaldi*-Jungweibchen und Weibchenpuppen, 36 bzw. 8 Männchen und Männchenpuppen sowie ein bzw. zwei unbegattete, entflügelte *L. acervorum*-Weibchen. Ein Großteil der adulten Nestbewohner dürfte beim Sammeln entkommen sein.

Ein weiterer Nachweis von *L. goesswaldi* konnte im September 1970 für die Dolomiten erbracht werden. Der Fundort Schluderbach ist derselbe, an dem *Doronomyrmex pacis* dort vorkommt. Die Kolonie enthielt zwei fertile Weibchen von *L. goesswaldi,* die sich allerdings geringfügig von den Walliser Tieren unterscheiden. Geflügelte Geschlechtstiere waren in der Jahreszeit nicht mehr zu erwarten. Das Vorkommen kann wohl erst endgültig als gesichert angenommen werden, wenn mehr Material vorliegt. Leider konnte *L. goesswaldi* in Schluderbach auch im Mai 1971 unter den 65 dort eingesammelten Kolonien von *L. acervorum, L. kutteri, D. pacis* und *L. muscorum* nicht wiedergefunden werden.

L. kutteri Buschinger schließlich wurde nach Material aus dem Reichswald bei Nürnberg beschrieben. Nachträglich konnte geklärt werden, daß diese Art mit einer von Kutter (1950) als „mutatio II", als Übergang zwischen *L. acervorum* und *D. pacis,* beschriebenen Form aus Saas Fee/Wallis identisch ist (Kutter 1967, Buschinger 1971 c).

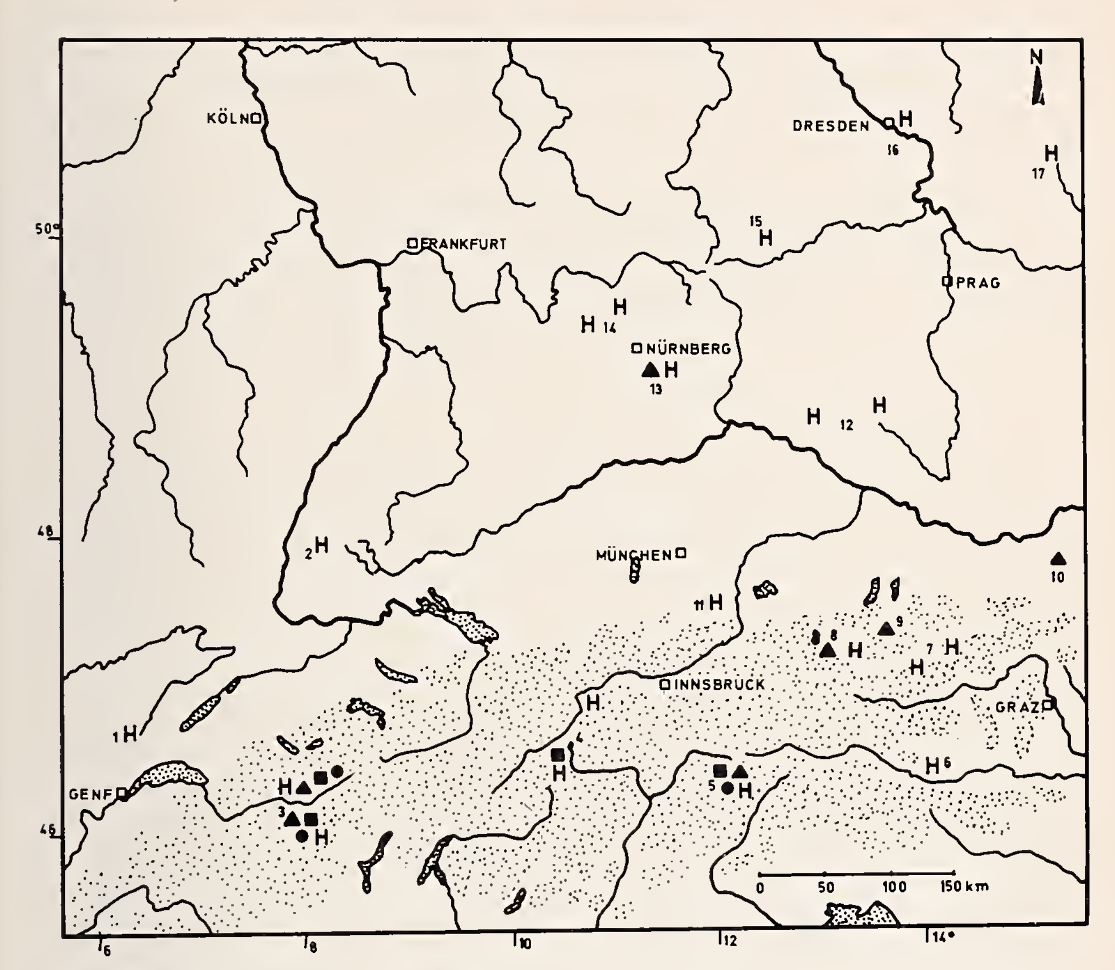


Abb. 1. Die Fundorte von *Harpagoxenus sublaevis* (H), *Leptothorax kutteri* (schwarze Dreiecke), *Doronomyrmex pacis* (schwarze Quadrate) und *Leptothorax goesswaldi* (schwarze Kreise). Außerhalb der Kartenabgrenzungen ist nur *H. sublaevis* nachgewiesen.

1: Schweizer Jura
2: Schwarzwald
3: Wallis mit Zermatt, Saas Fee, Val d'Anniviers, Binntal, Nufenenpaß, Bellwald, Lötschental
4: Schweizer Nationalpark und Engadin
5: Dolomiten mit Toblach, Schluderbach, Rautal, Pragser Wildsee, Innichen
6: Kärnten
7: Steiermark mit Wörschachmoos und Sölktal
8: Hochkönig und Tennengebirge
9: Grundlsee
10: St. Pölten
11: Wendelstein
12: Bayerischer Wald und Böhmerwald
13: Nürnberger Reichswald
14: Steigerwald
15: Erzgebirge
16: Dresden und Elbsandsteingebirge
17: Riesengebirge

Das Verbreitungbild von *L. kutteri* konnte mittlerweile sehr weitgehend ergänzt werden (Abb. 1). Neben die ursprünglichen Fundorte Saas Fee, Nürnberger Reichswald, Val d'Anniviers, Zermatt (Buschinger 1971 c) sind weitere bei Bellwald (Oberwallis 1970), im Rhonetal oberhalb Visp, im Binntal/Wallis (1970) sowie in den Dolomiten (Schluderbach 1970, 1971, Rautal 1970, Toblach 1971) getreten. Faber (briefl. Mitteil.) meldet die Art aus dem Hochköniggebiet und aus Niederösterreich (St. Pölten), Lacroix (Faber briefl.) fand sie am Grundlsee (Steiermark), U. Winter (mdl.) 1971 im Tennengebirge/Salzburg. Nach *H. sublaevis* ist *L. kutteri* damit der am häufigsten gefundene Sozialparasit von *L. acervorum*.

Besonderheiten des Verbreitungsbildes der vier Sozialparasitenarten

Es fällt auf, daß jede der bearbeiteten Parasitenarten nur an wenigen Stellen allein in einer Wirtspopulation vorkommt. Meist sind zwei, drei, oder alle vier Arten in ein und derselben Wirtspopulation vertreten. Oft genug findet sich im Freiland von Nest zu Nest ein anderer Parasit. Tab. 3 zeigt die auffallendsten Vergesellschaftungen. Dies bedeutet, daß die vier Parasitenarten gemeinsame ökologische Ansprüche haben, die nur in bestimmten Teilen des viel größeren Areals der Wirtsart erfüllt werden. Merkwürdigerweise scheinen sich die Parasiten innerhalb eines Wirtsvolkes jedoch gegenseitig auszuschließen. Mischkolonien mit zwei der genannten Sozialparasiten wurden bisher nicht gefunden. Nur in einem Fall enthielt eine *H. sublaevis*-Kolonie aus dem Nürnberger Reichswald einige *L. kutteri*-Weibchen. Sie dürften bei einem Raubzug auf eine *L. kutteri*-parasitierte *L. acervorum*-Kolonie als Puppen mitgeraubt worden sein. Doppelbefall einer Wirtskolonie durch zwei Sozialparasiten kommt in anderen Gruppen (*Plagiolepis pygmaea* als Wirt, *Pl. xene* und *Pl. grassei* als Parasiten — Le Masne 1956) durchaus vor.

Tabelle 3: Vorkommen mehrerer Sozialparasiten in einer Population von *L. acervorum*.

Fundort	*H. sublaevis*	*L. kutteri*	*D. pacis*	*L. goesswaldi*
Bellwald	—	+	+	+
Saas Fee	+	+	+	+
Val d'Anniviers	+	+	+	—
Binntal	—	+	+	—
Schluderbach	+	+	+	(+)
Toblach	+	+	—	—

Wo der eine oder andere Sozialparasit noch nicht gefunden worden ist, kann dies natürlich zufallsbedingt sein. In einigen Fällen darf das Vorkommen jedoch sicher ausgeschlossen werden. So wurden die Population im Nürnberger Reichswald sowie die Vorkommen westlich davon im

Steigerwald (s. Abb. 1) so intensiv untersucht, daß für beide Bereiche *D. pacis* und für den Steigerwald *L. kutteri* sicher ausgeschlossen werden können. Auch in der Population Rienztal bei Toblach dürfte *D. pacis* sicher nicht vorkommen.

Interessant, wenn auch nicht endgültig zu interpretieren, sind die unterschiedlichen Populationsdichten der Parasitenarten einerseits in unterschiedlich dichten Populationen der Wirtsart andererseits. Tab. 4 gibt über die teils gezählten, teils geschätzten Populationsdichten (Kolonien/1000 qm) in einigen charakteristischen Biotopen Aufschluß.

Zur Erläuterung der Tabelle muß jedoch bemerkt werden, daß die Kolonien selbst in verschiedenen Biotopen unterschiedlich groß sind. So enthalten *L. acervorum*-Nester in alpinen Vorkommen durchwegs im Mittel 3—5-mal mehr Arbeiterinnen als im Flachland oder etwa im Nürnberger Reichswald. Auch die Anzahl fertiler Weibchen in den Nestern ist im Gebirge deutlich höher. Dichte Vorkommen von *H. sublaevis* umfassen oft sehr viele kleine Völker, die erst vor kurzem gegründet worden sind. *L. kutteri* neigt in hoher Populationsdichte zu verstärkter Polygynie.

Zur Verbreitung der einzelnen Arten in verschiedenen Höhenstufen kann bisher nur wenig ausgesagt werden. *H. sublaevis* kommt danach im Flachland (Ostbaltikum), in der Mittelgebirgszone (Nürnberg, Bayer. Wald, Schwarzwald) und in den Alpen und Pyrenäen bis über 2000 m Höhe vor, ohne dort jedoch die Talregion zu meiden. Ähnlich verhält sich *L. kutteri,* von der allerdings Funde im Flachland noch fehlen. *Doronomyrmex pacis* wurde bisher nur in Höhen über 1400 m bis gegen 2300 m festgestellt. Auch die wenigen Fundorte von *Leptothorax goesswaldi* liegen sämtlich über 1400 m Höhe (Saas Fee: ca. 2000 m, Bellwald: 1650 m, Schluderbach/Südtirol: 1450 m).

Tabelle 4: Populationsdichten von Wirts- und Parasitenarten an verschiedenen Fundorten. *L. muscorum* als zweite Wirtsart von *H. sublaevis* ist mit aufgenommen.

Ort	N Kolonien pro 1000 qm von *L. acerv.*	*L. musc.*	*L. kutt.*	*L. goessw.*	*D. pacis*	*H. subl.*	Bemerkungen
Nürnberg	170	60	2	—	—	15	Zählung
Bellwald	30	—	1	0,2	1	—	Schätzung
Toblach	50	2	1	—	—	5	Schätzung
Schluderb.	50	2	3	(0,1)	1	2	Schätzung

Schlußbemerkung

Die Sozialparasiten bei *L. acervorum* sind nicht nur aufgrund ihrer verschiedenartigen Verhaltensweisen interessante Untersuchungsobjekte. Die kleinen Völker von meist nur 200-500 imaginalen Individuen lassen sich

relativ leicht komplett ins Labor verbringen, halten und züchten (Buschinger 1967). Damit können ihre ökologischen Ansprüche experimentell ermittelt werden, was wiederum die Interpretation des Verbreitungsbildes jeder Art ermöglicht. Das für Ameisen ungewöhnliche Sexualverhalten erlaubt zudem, etwa das Problem der Vollweibchenentstehung bei *H. sublaevis* experimentell anzugehen. Gründung und Entwicklung der jungen Kolonien gerade dieser Art werden intensiv untersucht. Daraus ergeben sich voraussichtlich weitere Anhaltspunkte über die Ausbreitungsmöglichkeiten und die Ursachen des heutigen Verbreitungsbildes, das allerdings durch weitere Freilandarbeit sicher noch Veränderungen erfahren wird.

Zusammenfassung

Die bekannten Vorkommen von vier sozialparasitischen Ameisenarten (*Harpagoxenus sublaevis, Doronomyrmex pacis, Leptothorax goesswaldi* und *Leptothorax kutteri*) werden zusammengestellt. Alle vier Arten haben *Leptothorax acervorum* als Wirtsart. Außer *H. sublaevis* sind alle genannten Arten erst vor relativ kurzer Zeit beschrieben worden. Neue Funde von *L. goesswaldi, L. kutteri* und *D. pacis* zeigen, daß diese Arten durchaus ein weiteres Verbreitungsgebiet besiedeln dürften als bisher angenommen wurde.

Summary

The distribution of four social parasitic ants (*Harpagoxenus sublaevis, Doronomyrmex pacis, Leptothorax goesswaldi* and *Leptothorax kutteri*) is presented. The four species all are parasites of *Leptothorax acervorum*. Except *H. sublaevis* the parasitic species have been described within the last 25 years. Newly detected localities of *D. pacis, L. goesswaldi* and *L. kutteri* show that these species may have a much greater distribution as was supposed up to now.

Literatur

Adlerz, G. (1896): Myrmecologiska studier. III. *Tomognathus sublaevis* Mayr. Bihang till K. Sv. Vet.-Akad. Handl., 21, 1—76.

Alpatov, W. (1924): Die Ameisenfauna des Hochmoores Swiatoje-Osero bei Kossino, Kr. Moskau. Arb. Biol. Stat. Kossino, 28—32.

Bernard, F. (1950): Notes sur les Fourmis de France. II. Peuplement des montagnes méridionales. Ann. Soc. Ent. France, 115, 1—36.

— (1957): Note sur quelques *Leptothorax* d'Europe centrale avec description de *L. carinthiacus* n. sp. (Hym. Formicidae). Bull. Soc. Ent. France 62, 46—53.

Bondroit, J. (1918): Les Fourmis de France et de Belgique. Ann. Soc. Ent. France 87, 1—172.

Buschinger, A. (1965): *Leptothorax (Mychothorax) kutteri* n. sp., eine sozialparasitische Ameise (Hymenoptera, Formicidae). Ins. Soc. 12, 327—334.

— (1966): Untersuchungen an *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. (Hym., Formicidae) I. Freilandbeobachtungen zu Verbreitung und Lebensweise. Ins. Soc. 13, 5—16.

— (1968 a): Untersuchungen an *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. (Hym., Formicidae) III. Kopula, Koloniegründung, Raubzüge. Ins. Soc. 15, 89—104.

— (1968 b): „Locksterzeln" begattungsbereiter ergatoider Weibchen von *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). Experientia 24, 297.

— (1971 a): „Locksterzeln" und Kopula der sozialparasitischen Ameise *Leptothorax kutteri* Buschinger (Hym., Form.). Zool. Anz., i. Dr.

— (1971 b): Weitere Untersuchungen zum Begattungsverhalten sozialparasitischer Ameisen (*Harpagoxenus sublaevis* Nyl. und *Doronomyrmex pacis* Kutter, Hym., Formicidae) Zool. Anz., i. Dr.

— (1971 c): Zur Verbreitung und Lebensweise sozialparasitischer Ameisen des Schweizer Wallis (Hym., Formicidae). Zool. Anz. 186, 47—59.

Clausen, R. (1939): *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. in der Schweiz. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 17, 10.

Emmelius, M. (1919): Beiträge zur Biologie einiger Ameisenarten. Biol. Zentralbl. 39, 303—311.

Gößwald, K. (1951): Zur Ameisenfauna des Mittleren Maingebietes mit Bemerkungen über Veränderungen seit 25 Jahren. Zool. Jb. Abt. Syst. 80, 507—532.

Jacobson, H. (1939): Die Ameisenfauna des ostbaltischen Gebiets. Z. Morph. Ökol. Tiere, 35, 389—454.

Kutter, H. (1945): Eine neue Ameisengattung. *Doronomyrmex*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 19, 485—487.

— (1950): Über *Doronomyrmex* und verwandte Ameisen, 2. Mitteilung. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 23, 347—353.

— (1967): Beschreibung neuer Sozialparasiten von *Leptothorax acervorum* F. (Formicidae). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 40, 78—91.

— (1969): Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. Neujahrsbl. Naturforsch. Ges. Zürich, 62 pp.

Leininger, H. (1951): Über Bienen, Grab-, Weg-, Faltenwespen und Ameisen aus dem badischen Oberrheingebiet. Beitr. nat. Forsch. Südwestdt. 10, 113—136.

Le Masne, G. (1956): Recherches sur les Fourmis parasites. Le parasitisme social double. C. R. Acad. Sci. Paris, 243, 1243—1246.

Meinert, F. (1891): Bioeinene hos *Tomognathus sublaevis*. Ent. Meddel., 3, 205—206.

Menozzi, C. (1924): Res Mutinenses. Formicidae (Hym.). Atti Soc. Nat. Matem. Modena, VI, 8, 1—28.

Novotny, V. (1931): Verzeichnis der oberschlesischen Ameisen. Beuthener Abh. oberschl. Heimatforsch. 6, 3—10.

Nylander, W. (1848): Additamentum alterum adnotationum in monographiam formicarium borealium Europae. Act. Soc. Sc. Fennicae, 3, 25—48.

Ruzsky, M. (1905): Formicarii Imperii Rossici. Arb. naturf. Ges. Kais. Univ. Kasan, 38, 4—6.

Samšinák, K. (1956): Mravenci ze Sobotecka. Časopis Cs. Spol. Ent., 49, 69—81.

Skwarra, E. (1927): Nestbau und Lebensgewohnheiten unserer Hochmoorameisen. Schr. Phys.-Ökon. Ges. Königsberg, 65, 134—136.

Szabó, J. (1925): A magyar faună új hangya-neméröl. Fol. Ent. Hungar., 1, 84—89.

Viehmeyer, H. (1921): Die mitteleuropäischen Beobachtungen von *Harpagoxenus sublaevis*. Biol. Zbl., 41, 269—278.

Wolf, K. (1915): Studien über palaearktische Formiciden. I. Ber. naturw. med. Ver. Innsbruck, 35, 39—52.